满江红科的分类和某些种类的推广利用*

林尤兴
(中国科学院植物研究所)

一、引　言

蕨类植物中的满江红科,原属于槐叶蘋科 (Salviniaceae) 的一个属, 1903 年 Wettstein[9] 把它分立为满江红科 (Azollaceae)。满江红属 (Azolla) 是 Lamarck 在 1783 年创立的,但对此属做过比较深入研究的是 Strasburger[10]。他从生物学特性、形态解剖和系统分类等方面进行了全面研究,并在 1873 年发表了专著,列有 4 种和一变种。1954 年 C. F. Reed[11] 在他的《蘋目和槐叶蘋目的索引》中,列了 6 个现代种和 5 个化石种。进入六十年代,由于本属植物的叶片内有固氮兰藻共生,可做优质绿肥,在农业生产上受到重视,因此,对光合固氮等方面进行研究日渐增多,其中较重要的有 1969 年 A. W. Moore[12] 的《满江红属的生物学特性和在农业上的意义》一文。

满江红(民间称红萍、绿萍)在我国南方各省的湖、塘、沟渠和水田中普遍分布。用作水稻田的基肥、追肥和改良土壤,效果显著。有些地方还专门养殖作家畜和家禽饲料(作青饲料,还可代替部分精饲料)。目前,不仅在南方,就是最北的黑龙江省也在养殖。本文从基础理论的观点出发,对满江红属的形态学和系统分类学作一扼要介绍,并对其推广应用提供一些意见。

二、主要形态特征

满江红属 (Azolla) 早在白垩纪就已广泛存在。它的器官形态结构比较特殊,不同于其他的蕨类植物,兹简介如下:

1. 根: 满江红属植物的根是不定根,细长,悬垂水中,多为单生,个别种簇生;根毛长短不一,有的末端卷曲,幼时绿色,含有叶绿体,老时褐色;根的中柱为原生式,仅有管胞与韧皮部,木质部为外始式。

2. 茎及分枝: 茎有明显的主干,单一或假二歧分枝,平直或呈"之"字形,绿色。内部构造为原始的管状中柱,有皮层、韧皮部和木质部的分化。侧枝腋生或腋外生,一般平卧水面,但 1976 年我们从国外引种来的细叶满江红(A. filiculoides)在稻田养殖,有些植株长成莲座状,茎干斜升,有的几直立,高出水面3—5厘米,这个现象很有意义,需进一步研究。

3. 叶片: 叶片 2 行互生,深裂为腹、背两裂片。背裂片近长圆形,中部稍下凹,上表面有比较密的肉质疣突(图版 1:1, 2, 3, 4), 边缘由几行无色透明的细胞构成,基部增厚,下面基部以上有含粘液的空穴,称共生腔,内有能固氮的鱼腥藻 (Anabaene azollae Strasb.),

* 本工作是在秦仁昌教授的指导和邢公侠同志的协助下进行的。此外,本工作还得到汤彦承、施定基、白克智、于赛玲及有关的同志大力帮助,特此一并致谢。

背裂片含有叶绿体，主要是进行光合作用的器官。腹裂片呈贝壳状，多由单层透明的细胞组成，覆瓦状紧密排列，主要起浮载作用。但属于三膘满江红亚属的种类，腹裂片与背裂片相连的边缘或多或少也含有叶绿体，基部也有共生腔，有些也有鱼腥藻共生，特别是前面提到的细叶满江红(A. filiculoides)，由于茎的直立和高出水面，腹裂片的质地也随着增厚，基部共生腔内同样含有大量的鱼腥藻，其细胞大部分也有叶绿体，颜色也由无色变为绿色，功能也由浮载作用转变为光合作用，这是过去不知道的现象。

4. 叶片的色素： 满江红的叶片与其他高等植物的叶片一样都含花青素，由于外界因子的影响，能由绿色变为紫红色，有时还会变成黄色，腹裂片也或多或少带紫红色。但产于我国南方的一种，民间称之"常绿萍"(又叫四季绿)，其碧绿的背裂片四季不会变成紫红色，腹裂片则保持无色透明，可以名为常绿满江红(变种) (A. imbricata var. sempervirens)。

5. 疣状附属物： 背裂片和靠近叶片基部的茎上的表皮细胞增生而成疣状物 (有人叫做"毛")，表面晶莹透亮，都是单细胞的，个别种由两个细胞构成的，其功能尚不明。疣的形状可分两种类型，一种呈疣状，另一种呈乳头状 (图版 1:1,2,3,4)，可做为划分亚属的根据之一。

6. 大小孢子果： 满江红的生殖器官比较复杂，孢子异形，在分类上颇为重要。近年来通过调查采集，以及引种国外的种类，进行养殖和在光学及电子扫描显微镜下观察，得到第一手资料，现分述如下：

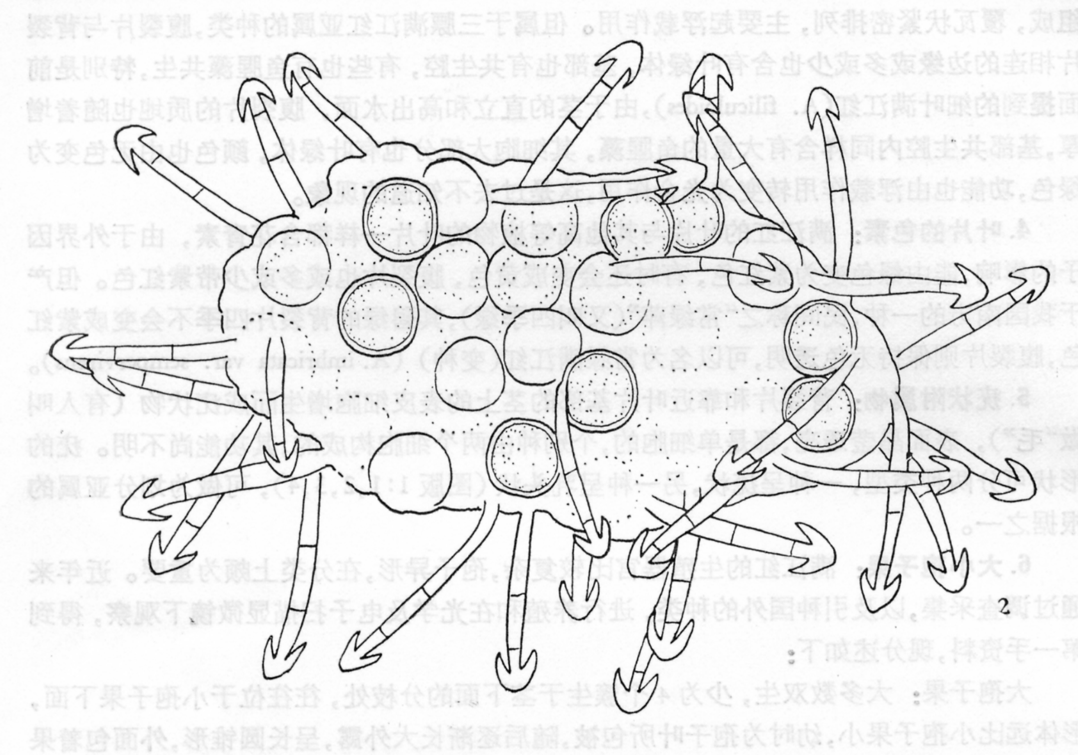
大孢子果：大多数双生，少为 4 个簇生于茎下面的分枝处，往往位于小孢子果下面，形体远比小孢子果小，幼时为孢子叶所包被，随后逐渐长大外露，呈长圆锥形，外面包着果壁，内有一大孢子 (图版 2:1,4,7)。成熟的大孢子果，用解剖针很容易把罩在它顶部的帽子挑脱下来(图版 2:3)，露出有一圈纤毛围着的漏斗状开口(图版 2:2)，其下有附在孢子囊上的 3—9 个无色海绵质的附属物——浮膘 (float) (图版 2:2, 6)，孢子果的下半部近圆球形，内藏大孢子，孢子囊的外壁有各种形状的突起和毛状物 (图版 2:1, 5)；内壁紧贴在大孢子外面，不易分开；大孢子圆形，有三裂缝 (图版 2:7)。

小孢子果的着生情况与大孢子果相同，但体积比大孢子果大得多，直径约为大孢子果的 4—6 倍，呈球形或桃形，顶上有褐色的喙状突起(图版 1:5)，外壁薄而透明，透过果壁，里面的小孢子囊清晰可见。小孢子囊球形，有长柄，每个小孢子囊有64个小孢子，分别附着在5—8个无色海绵质的泡胶块上(massulae)(图版 1:6，图版 2:6)。泡胶块表面因种类不同而有各种形状的附属物，如锚状毛(又称钩毛) (glochidia)、丝状毛 (trichomes) 或锥形突起，用以固着于大孢子囊上，便于受精作用的进行。这些附属物是分类学上的重要特征。小孢子圆形，也有三裂缝。

过去通常认为，本属种类主要靠营养繁殖，很少产生孢子果 (尤其是大孢子果)，但我们从国外引种养殖的细叶满江红 (A. filiculoides) 和在我国山东(郯城)和河南 (桐柏) 新发现的多果满江红 (变种) (A. imbricata var. prolifera) 都能产生大量的大小孢子果。由此可见，满江红如其它蕨类植物一样，其有性繁殖的能力也是很强的。

值得指出的是日本满江红 (A. japonica)，过去未见有关大小孢子果的形态构造的报道，令人怀疑它的分类学身份。1977 年我们从日本千叶大学植物系得到 S. Daigobo 采自千叶郡 (Taito) 地方的一份标本 (6779 号)，均有大小孢子果 (图版 2:1) (图 1:1—3)，

经过解剖观察，其外形和内部构造与其他种类均有差别，肯定了这个种的特性。



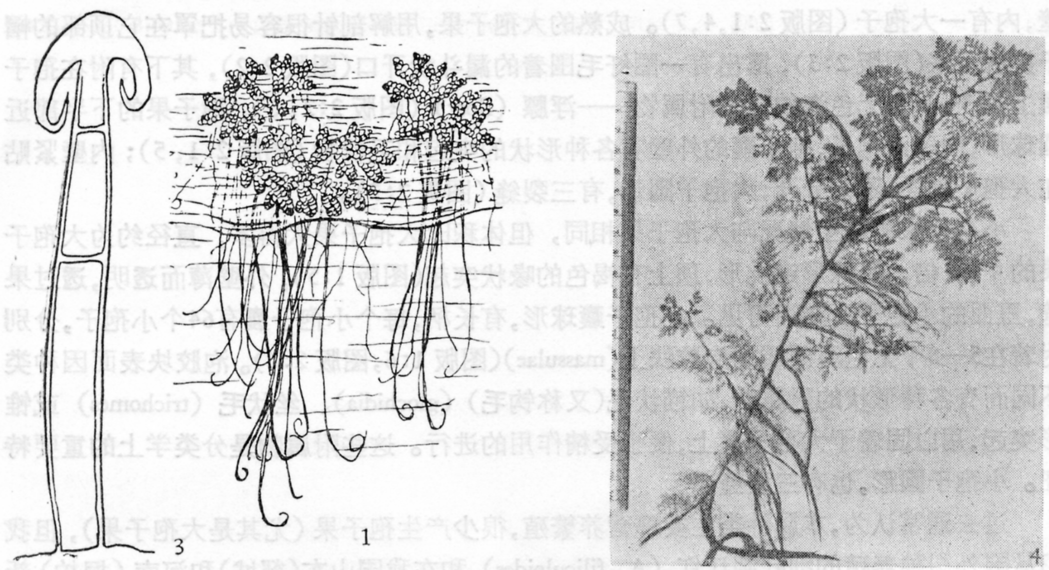


图1 1—3. **日本满江红 *Azolla japonica*** Franch. et Sav. 1.植物体，示根末端卷曲； 2.一个泡胶块，示带隔的锚状毛和球形的小孢子(×420)； 3.一个锚状毛(×800)。 4.**尼罗满江红 *A. nilotica*** De Caisne 植物体，示发达的主干和明显的羽状分枝及簇生根。

三、分 类 系 统

满江红科仅有一属（Azolla）。根据大小孢子果的构造等的不同性状，分为两个亚属：

1. 三膘满江红亚属

Subgen. **Azolla** Macrosporangium nanatoribus 3 armatum.

本亚属的主要特点是大孢子囊有 3 个浮膘，小孢子囊的泡胶块上有很多锚状毛（钩毛），侧枝腋外生，其数目比茎叶片少。

2. 九膘满江红亚属

Subgen. **Rhizosperma** (Meyen) Y. X. Lin, subgen. nov. —— *Rhizosperma* Meyen, Reise 1. 337. 1834 —— *Azolla* sect. *Rhizosperma* Sadeb. in Nat. Pflanzenfam. **1**(4): 401. 1900.

Macrosporangium nanatoribus 9 armatum.

本亚属与上亚属不同之点，在于大孢子囊有 9 个浮膘，小孢子囊的泡胶块上仅有不规则的丝状毛或锥形突起或几无附属物，侧枝明显腋生，其数目与茎叶片相等。

根据 L. V. Hills[13] 和 B. Gopal 通过对化石的原始满江红（A. primaeva）的研究，认为九膘满江红亚属是由三膘满江红亚属演化来的。演化的过程开始于始新世一渐新世的初期，最初是大孢子囊上的浮膘发生分裂，数目由 3 个增加到 9 个，而后在渐新世的后期到近期，泡胶块上的附属物发生退化，锚状毛(钩毛)变为不规则的丝状毛(图版 1:6，图版 2:6）或锥形突起，从而发展成今天的九膘满江红亚属的各种群。

分 种 检 索 表

1. 大孢子囊外面有 3 个浮膘，泡胶块上有锚状毛，侧枝腋外生，其数目比茎叶片数目少。
   2. 泡胶块上的锚状毛没有横隔。分布美国、智利、玻利维亚、巴西……1. **细叶满江红**1) **A. filiculoides** Lam.
   2. 泡胶块上的锚状毛有横隔。
      3. 泡胶块上的锚状毛自基部至先端均有横隔（4 隔以上）。广布于北美洲和南美洲……………………………………………………………………………2. **卡州满江红**2) **A. caroliana** Willd.
      3. 泡胶块上的锚状毛只在上下或仅先端有 1—3 个横隔。
         4. 泡胶块上的锚状毛仅在下部和上部各有 1 隔（偶尔中部也有 1 隔），特产于日本……………………………………………………………………………3. **日本满江红** **A. japonica** Franch. et Sav.
         4. 泡胶块上的锚状毛仅在先端有1—3个横隔，仅产于大洋洲… 4. **大洋洲满江红** **A. rubra** R. Br.
1. 大孢子囊有 9 个浮膘，泡胶块上仅有单一的或分枝的丝状毛偶有锥形突起，侧枝明显腋生，其数目与茎叶片相等。
   5. 泡胶块上几没有或偶有锥形突起，根簇生，孢子果 4 个簇生在一起，产非洲的刚果、乌干达和苏丹……………………………………………………………………………5. **尼罗满江红**3) **A. nilotica** De Caisne

---

1) 细叶满江红有的书上曾叫蕨状满江红，现在有些地方又称细绿萍。

2) C. F. Reed 在他的《蘋目和槐叶蘋目的索引》(1954)中把 A. microphylla Kaulf. 和 A. mexicana Schlecht. et Cham. 都包括在本种内。但我们检查了由美国 Lumpkin 采集来放养在浙江农科院内的 A. mexicana 植物所产生的大小孢子果，发现其锚状毛，也有 2—3 个横隔，横隔的位置与日本满江红（A. japonica）的锚状毛构造相似，叶的质地较厚，这两点均与卡州满江红（A. caroliana Willd.）不同。这三者之间的关系如何，有待进一步研究。

3) 我们并检查了 Lumpkin 从非洲大陆苏丹采集来，送给上海自然博物馆的尼罗满江红(A.nilotica De Caisne)的干标本和放养在浙江农科院的活植物，其茎干粗壮、结实，不易自然断离，整个植株长可达20余厘米，宽近 20 厘米，是满江红科成员中最大的(图 1:4)，根成束生长，也大量产生大小孢子果。考虑到它的原产地是非洲热带地区，会有耐高温的特性，可能会适合我国南方夏季放养。有关于本种的一些问题，浙江农科院土肥所的同志正和美国 Lumpkin 一道进行研究。

5.泡胶块上有少数单一或不规则分枝的丝状毛，根单生，孢子果双生。广布于非洲、亚洲和大洋洲。

6.植物体有较明显的主茎和羽状分枝，背裂片密的覆瓦状排列(后面的遮盖着前面的1/3—1/2)，背裂片具有由伸长的细胞构成的不规则宽度的透明边缘，主要分布于非洲和大洋洲……………………………………………………………………………… 6.**羽叶满江红 A. pinnata** R. Br.

6.植物体主茎不明显，近似假二歧分枝，背裂片疏的覆瓦状排列（后面的仅盖住前面的 1/3)，背裂片具有由等直径细胞构成的整齐的透明边缘，主要分布于亚洲温暖地区。

7.植物体常变为紫红色，腹裂片也或多或少带紫红色。

8.植物体一般不产孢子果，或仅产少数大小孢子果或产小孢子果多而大孢子果极少，广泛分布于我国南方各省区……………………………………7.**满江红 A. imbricata** (Roxb.) Nakai

8.植物体大量产生大小孢子果（比例约 1:1)，仅分布于山东郯城和河南桐柏 ……………………………………………………**多果满江红**（变种）**A. imbricata** var. **prolifera** Y. X. Lin

7.植物体终年保持常绿颜色，不变为紫红色，腹裂片总是无色透明，产广西、广东、福建………………………………………**常绿满江红**（变种）**A. imbricata** var. **sempervirens** Y. X. Lin

Azolla imbricata var. *prolifera* Y. X. Lin var. nov.

A typo speciei differt macrocarpis microcarpique multo proliferis.

Shandung: Tancheng, Yin Ma Zhuang in ponds. Bai Ke Zi (白克智) et Yu Sai Lin (于赛玲) no. 1 (Typus), XI, 1977; Li Nian Yi (李念易) no. 2, 1977, no. 3, 1979.

Henan: Tongbai, Xu Shi Xiu (徐士秀) no. 4, XII, 1978.

Azolla imbricata var. *sempervirens* Y. X. Lin var. nov.

A typo differt lobis foliorum superis sempervirentibus lobis inbis inferis decoloratis hyalonisque, haud rubris.

Guangxi: Yulig Hsien. Shuanggu, in padudield or ponds. Lin You Xin (林尤兴) et Yu Sai Lin no. 1 (Typus), III, 1978.

Guandong: Haikou, Lin You Xin no. 2, IV, 1977.

Fujian: Fuzou, Agricutural Institute of Fukien, no. 4, XII. 1978.

Zhejiang: Wenzou, Lu Su Ying (吕书缨), no. 4, XII, 1978.

四、满江红的分类和推广利用

1.原产于美洲的**细叶满江红(A. filiculoides)**，1976 年引进我国进行养殖利用，经过几年的实践证明，植株生长迅速，茎干可以离开水面直立生长，能耐低温和较能抗病虫害，是农业绿肥和饲养家畜、家禽的好材料。另外，它能产生大量的大小孢子果，经培养极易发芽，这为解决在我国北方满江红过冬问题，提供了一个好材料。

2. **日本满江红（A. japonica）**（图 1:1—3)，经过我们对来自日本的干标本和引进的活材料的养殖观察研究，发现其大小孢子果的构造与细叶满江红不同，也未见它类似前者大量产生孢子果的现象。此外，它的根的末端常常卷曲，能使植株之间的根互相缠结，这个特性便于取捞和田间压青积肥的操作，应积极推广养殖利用。

3. **羽叶满江红（A. pinnata）**和我们习见的满江红（A. imbricata)， 由于它们大小孢子果的构造一致，有人主张并为一种。 A. Sweet[14] 和 L. V. Hills 根据两者的营养器

官不同和地理分布上有差别，把它们划分为 2 个变种，即 A. pinnata var. pinnata 与 A. pinnata var. imbricata。既然这两者在地理分布上有所不同，而现在蕨类植物的营养器官形态的区别，又是划分种类的重要依据，据我们的观察，两者在营养器官形态上的差别还是很明显的，因此，我们认为把它们保留为两个独立的种是较为可取的。

4. **常绿满江红**（变种）（**A. imbricata** var. **sempervirens**）和多果满江红（变种）（A. imbricata var. prolifera），是两个新发现的地区性类型。常绿满江红主要分布于我国广西、广东和福建的局部地区，其叶片的颜色与习见的满江红（A. imbricata (Roxb.) Nakai）有区别，同时比较能耐高温，生长也较快，适合于我国南方气温较高地方养殖。多果满江红现仅发现于山东郯城和河南桐柏，其营养器官和性器官的构造和满江红（A. imbricata）无明显区别，但由于生理上发生变异，每到秋天，植株就产生大量的大小孢子果，从几十个到 200 个以上，而且把它们移到其他地方养殖，这种特性仍保持不变。证明这种多果特性在遗传上是稳定的。这有利于满江红在我国北方的自然越冬。

当前，满江红植物的养殖和利用受到国内外普遍的重视，我们除了积极推广现有的一些种类之外，还应根据我国的自然条件，再引进一些新的品种，同时加快有关满江红生物学特性和生产技术的研究，使之能更好地为我国的农业和畜牧业服务。

主要参考文献

[1] 严楚江，1959，孢子植物形态学，高等教育出版社。
[2] 田川基二，1959，原色日本羊齿植物图鉴，171—172。
[3] 浙江省农业科学院土壤肥料研究所，1975，红萍的养殖与利用，农业出版社。
[4] 中国科学院植物研究所古植物研究室孢粉组，1976，中国蕨类植物孢子形态，科学出版社。
[5] 广东师范学院生物系固氮生物研究组，1976，红萍的解剖和组织分化，广东师范学院学报(自) 2:89—104。
[6] 广东师范学院生物系固氮生物研究组，1977，红萍的孢子果和有性繁殖，广东师范学院学报(自) 1:119—134。
[7] 程景福等，1978，满江红的孢子果和孢子育苗，植物学报，**20**:54—58。
[8] 白克智、于赛玲，1979，山东郯城野生满江红繁殖的特性，科学通报，**4**:191—192。
[9] 秦仁昌，1978，中国蕨类植物科属的系统排列和历史来源，植物分类学报，**16** (3):19。
[10] Strasburger, E., Über Azolla, Hermann Davis. Jana, 1873.
[11] Reed, C. F., Index Marsileata et Salvinivata, 1954.
[12] Moore, A. W., Azolla: Biology and Agronomic Significance, Bot. Review **35**: 1—4, 17—31, 1969.
[13] Hills. L. V. & B. Gopal, Azolla primaeva and its Phylogenetic significance, Canada Journ. Bot. **45**: 1179—1191, 1967.
[14] Sweet, A. et Hills, L. V., A study of Azolla pinnata R. Br., Amer. Fern Journ. **61** (1—4): 1—13. 1971.
[15] Shen Y—Feng (沈毓凤), Concerning Azolla imbricata, Amer. Fern Journ. **54** (1—4): 151—155, 1961.
[16] Nakai, T., Notes on Japones Fern II. Bot. Mag. Tokyo **39**: 184—185. 1925.
[17] Demaly, P., Etudes sur les Hydropteridiales, III, Le sporephyte d' Azolla nilotica, Cellule **56**: 5—60. 1953.
[18] Black, J. M., Flora of South Austr. Part **1**, 42, 1960.
[19] Smith, G. M., Cryptogamic Botany II, 371—381. 1955.
[20] Copeland, Genera Filicum, 232. 147.

电镜扫描的照片承中国科学院动物研究所电镜室摄，植物所照相室放大；照片 14 承上海自然博物馆鲁玲同志提供，在此一并致谢。

A SYSTEMATIC STUDY OF THE FAMILY AZOLLACEAE WITH REFERENCE TO THE EXTENDING UTILIZATION OF CERTAIN SPECIES IN CHINA

LIN YOU-XIN
(*Institute of Botany, Academia Sinica*)

Summary

The present paper is divided into four parts. The first part is an introduction, in which the previous work on the family *Azollaceae* is briefly reviewed. The second part deals with the chief morphological characters of the genus *Azolla*, where the structure of roots, stems, leaves and reproductive organs are described in detail. In the third part a taxonomical system of species is proposed and in the fourth part the agronomic utilization of certain species of *Azolla* in China is discussed.

Experiment has shown that *A. filiculoides* is also a suitable species for agronomic utilization in China, because it grows quick, cold-and insect-resistant and proliferous. It is one of the desirable material for green manure and food for the domestic animals and poultry.

A. japonica, very briefly described by Franchet et Savatier, have been doubted as a dubious species in the past. We have examined the specimens received from Prof. S. Kurito, Chiba University, Japan (S. Daigobo no. 6779) and the lived material presented by Prof. K. Iwatsuki, Kyoto University, and discovered its macrocarps and microcarps differ from other species of *Azolla* in structure, besides the tips of its roots being usually coiled.

Some botanists consider *A. imbricata* (Roxb.) Nakai as identical with *A. pinnata* R. Br. because of the similarity in sexual organs. They insist that *A. imbricata* should be reduced to a synonym of *A. pinnata* R. Br., A. S. Weet and L. V. Hills (1971) had point out, howerver, that this two species are different in their vegetative organs. We consider it is desirable to keep the two species independent.

Finally, the writer wishes to express his thanks of gratitude to Prof. R. C. Ching for his encouragement and constant guidance, to Prof. K. Iwatsuki of Kyoto University, Japan, for sending by plane lived plants of *Azolla japonica* and to Prof. S. Kurita, Chiba University, for sending herbarium specimens.